

SPÉCIFICITÉ ET ÉVOLUTION PARALLÈLE HÔTES-PARASITES CHEZ LES MYOBIIDAE (ACARI)

PAR

A. FAIN

INTRODUCTION

Les Acariens parasites sont très répandus chez tous les Vertébrés, excepté cependant chez les Poissons où ils sont absents. C'est chez les Oiseaux et les Mammifères que ce parasitisme se manifeste avec le plus de fréquence et de diversité. L'extraordinaire pouvoir d'adaptation des Acariens, dû probablement à leur petite taille, leur permet d'occuper les niches parasitaires les plus variées et souvent les plus inattendues. Aucun autre groupe d'Arthropodes parasites ne présente une diversité aussi grande d'habitats. Ajoutons encore que les Acariens constituent un des rares groupes d'animaux qui renferment à la fois des formes libres, des ectoparasites et des endoparasites. Les chances de pouvoir retrouver des lignées phylogénétiques complètes et progressives sont donc très grandes. Des conditions aussi favorables ne se retrouvent chez aucun autre groupe de parasites et elles font des Acariens parasites des témoins privilégiés dans l'étude des grands phénomènes de la vie parasitaire, et en particulier en ce qui concerne la spécificité, l'adaptation et l'évolution hôtes-parasites (Fain, 1965, 1977).

ÉVOLUTION ET DÉTERMINATION DE L'ANCIENNETÉ CHEZ LES ACARIENS PARASITES

Avant de parler de spécificité et d'évolution parallèle hôte-parasite je voudrais rappeler quelques notions importantes concernant l'évolution chez les Acariens parasites.

L'étude de nombreux Acariens parasites m'a convaincu que l'évolution phylogénétique de ces groupes s'effectuait toujours dans le sens régressif, et cela contrairement à la loi générale de l'évolution qui tend vers la complexification des structures. Cette régression intéresse tous les organes externes de l'Acarien.

Il est probable que les organes internes et les protéines de l'Acarien ne participent pas à cette régression. A côté de ces caractères régressifs, on observe aussi chez certains parasites l'apparition de phénomènes constructifs. Ces derniers ne sont rien d'autre que des adaptations à certaines fonctions en rapport avec la vie parasitaire, c'est-à-dire des spécialisations. C'est la fonction d'attache à l'hôte, particulièrement importante pour certains ectoparasites comme les pilicoles, qui a engendré les structures les plus spectaculaires (Fain, 1969).

Le mécanisme de cette évolution régressive est inconnu, mais je pense que les réactions immunitaires de l'hôte y jouent un rôle important (Fain, 1977 et 1979).

La régression observée chez les Acariens parasites au cours de leur évolution est très progressive. On peut donc, en se basant sur leur degré respectif de régression, déterminer l'ancienneté relative des différents genres ou espèces d'acariens parasites d'un groupe déterminé. C'est à partir de ces données que l'on pourra établir s'il existe une évolution parallèle entre certains groupes de parasites et leurs hôtes. Les Myobiidae se prêtent particulièrement bien à une telle étude. Ces parasites se rencontrent chez les Marsupiaux, les Insectivores, les Chiroptères et les Rongeurs. A l'exception d'un genre (*Xenomyobia*), ils se fixent tous aux poils de leurs hôtes au moyen de leur première paire de pattes. La forme de cette patte permet de distinguer trois grands groupes parmi les Myobiidae. Dans un premier groupe, le plus primitif, la patte I est normalement développée et se termine par une paire de griffes. Ce type de pattes est celui qui se rapproche le plus des formes ancestrales et il est donc le plus primitif. Ce groupe comprend tous les genres et espèces connus chez les Marsupiaux ainsi que les deux genres les plus primitifs vivant sur les Insectivores. Dans le deuxième groupe, les segments apicaux de la patte I sont réduits et le tibia et le tarse sont plus ou moins complètement fusionnés. Les griffes apicales sont présentes ou non. Ce groupe est plus évolué que le précédent. Il englobe tous les genres et espèces vivant sur les Insectivores, excepté les deux genres qui font partie du groupe I, et tous les genres et espèces parasites des Chauves-souris. Dans le troisième groupe, la patte I est fortement réduite et les trois articles apicaux sont fusionnés. Les griffes sont toujours absentes. Ce groupe est le plus évolué des trois. Il est spécialisé pour les Rongeurs. On constate donc qu'à chaque groupe d'hôtes correspond un type déterminé de patte I chez l'Acarien, excepté cependant pour les Chiroptères et les Insectivores qui sont réunis dans un même groupe. D'autre part, le degré d'évolution de cette patte correspond parfaitement au degré d'évolution des hôtes respectifs. Les Myobiidae nous fournissent donc un bon exemple d'évolution parallèle. La forme de la patte I permet de distinguer trois groupes chez ces parasites, mais elle ne donne pas d'indication sur le degré d'évolution des différents genres de parasites au sein de chaque groupe. Pour obtenir ces précisions, on devra recourir à d'autres caractères, et en particulier le degré de réduction des griffes des pattes II à IV et de la chaetotaxie. Il semble que la patte I n'ait plus évolué notablement depuis l'époque où se sont formés les divers ordres d'hôtes. Ce caractère est donc probablement aussi ancien que ceux-ci (Fain, 1976).

SPECIFICITÉ ET ÉVOLUTION PARALLÈLE HÔTE-PARASITE

Tous les groupes d'Acariens parasites ne se prêtent pas aussi bien que les Myobiidae à l'étude de l'évolution parallèle hôte-parasite. Seuls, les groupes très spécifiques conviennent à une telle étude ; or, pour que la spécificité puisse s'installer et devenir très stricte, il faut que le parasite soit permanent. A cet égard, les Acariens pilicoles comme les Myobiidae et les Listrophoroidea présentent une spécificité particulièrement grande. La spécialisation pilicole semble particulièrement favorable au développement de la spécificité, probablement à cause de la forme très spécialisée des organes d'attache qui empêche l'Acarien de s'attacher aux poils d'autres hôtes. Un autre groupe de parasites pilicoles dont la spécificité est bien connue est celui des Poux. Chez les groupes d'Acariens semi-permanents qui quittent leur hôte à certains moments, comme les Tiques et la plupart des Mesostigmates, la spécificité est généralement très peu marquée.

Étudions maintenant la spécificité des Myobiidae et pour certains genres l'évolution parallèle dans les ordres d'hôtes qu'ils parasitent.

MARSUPIAUX

La famille Myobiidae comprend trois sous-familles. Deux de celles-ci, les Archemyobiinae et les Xenomyobiinae, sont inféodées aux Marsupiaux américains, la troisième, celle des Myobiinae, est formée de deux tribus : Australomyobiini spécialisée pour les Marsupiaux australiens et les Myobiini

qui comprennent tous les genres et espèces vivant sur les Mammifères placentaires (Fain, 1978 ; Fain & Lukoschus, 1979).

Les espèces parasitant les Marsupiaux sont les plus primitives de la famille. Leur spécificité est très stricte.

1. Les Archemyobiinae sont formés du seul genre *Archemyobia*, divisé en 3 sous-genres. Les sous-genres *Archemyobia* s.str. et *Nearchemyobia* comptent ensemble 7 espèces toutes parasites de Didelphidae. Le sous-genre *Dromicomyobia* compte une espèce vivant sur *Dromiciops* (Microbiotheriidae).

2. Les Xenomyobiinae comptent seulement un genre et une espèce *Xenomyobia hirsuta*, vivant sur *Lestoros inca* (Caenolestidae). Ce genre présente des caractères uniques pour la lamelle. La patte I est normale et ne porte pas d'organes d'attache. La fixation aux poils de l'hôte s'effectue au moyen des pattes III et IV dont les griffes sont modifiées. A côté du caractère très primitif de la patte I, on note des caractères de spécialisation (p. ex. hypertrichie ventrale et déplacement antérieur du pénis). La modification préhensile des pattes III et IV est un caractère qui est observé aussi chez un genre très primitif (*Nectogalobia*) vivant sur un Insectivore de Chine (*Nectogale*), mais chez ce dernier la patte I porte des organes d'attache comme chez tous les autres genres de Myobiidae.

3. La tribu Australomyobiini comprend deux genres voisins, l'un *Australomyobia*, qui compte trois espèces vivant sur des Dasyuridae (genres *Antechinus*, *Phascogale* et *Dasyercus*), l'autre *Acrobatobia* monotypique vivant sur *Acrobates pygmaeus* (fam. Burramyidae).

Les quatre genres parasites des Marsupiaux peuvent être divisés en 3 groupes d'après la structure de l'organe de préhension, et donc le mode d'attache aux poils de l'hôte.

Dans le genre *Archemyobia*, les pattes I présentent une gouttière chitineuse sur leur face interne qui permet de maintenir le poil de l'hôte. Le rapprochement des deux pattes assure la fixation du poil. Ce mode de fixation n'existe que dans le genre *Archemyobia*.

Dans le genre *Xenomyobia*, la patte I est dépourvue d'organe d'attache, ce qui est unique pour la lamelle Myobiidae. La préhension du poil de l'hôte s'effectue au moyen des pattes III et IV qui sont modifiées.

Dans les genres *Australomyobia* et *Acrobatobia*, la préhension du poil de l'hôte s'effectue unilatéralement par l'une des pattes I, le poil étant pincé entre deux apophyses situées l'une sur le genou, l'autre sur le fémur. Les pattes III et IV sont normales et n'interviennent pas dans la préhension. Ce mode d'attache est semblable à celui qui est réalisé chez tous les Myobiidae vivant sur les Mammifères placentaires.

On peut donc en conclure que les deux genres australiens diffèrent nettement des deux genres américains par la structure de la patte I et le mode d'attache à l'hôte. Ils sont par contre proches de certains genres parasitant les Insectivores. Les genres « australiens » pourraient provenir d'une forme ancestrale d'*Archemyobia* à organe pilicole encore peu spécialisé.

INSECTIVORES

Les 15 genres et les 56 espèces de Myobiidae connus chez les Insectivores ont tous partie de la sous-famille des Myobiinae. La spécificité est très stricte, en effet, chacun de ces genres est endémique pour une sous-lamelle donnée d'Insectivores à l'exception du seul genre *Eadidea* qui est représenté chez plusieurs sous-lamelles des Talpidae (2 espèces chez les Desmaninae, 2 chez les Scalopinae, 1 chez les Talpinae et 1 chez les Condylurinae) (Fain & Lukoschus, 1976).

Aucune espèce de Myobiidae n'a été signalée chez les Chrysochloridae, les Erinaceidae, les Solenodontidae et les Tupaiidae. Les Tupaiidae étaient rangés jusqu'ici dans les Insectivores, mais Corbet et Hill (1980) viennent de créer pour cette lamelle l'ordre des Scandentia.

Les Soricidae sont parasités par 7 genres et 29 espèces. Gureev (1971) a divisé les Soricinae en 4 tribus : Soricini, Crocidurini, Blarinini et Anurosoricini. On connaît 9 espèces de Myobiidae chez

les Soricini, 11 chez les Blarinini, 8 chez les Crocidurini et 1 chez les Anourosoricini. Tous ces genres sont endémiques pour une tribu d'hôte, excepté 2 genres : le premier est *Protomyobia*, dont 5 espèces vivent des Soricini (*Sorex* spp.), 4 sur des Blarinini et 1 sur des représentants des 2 tribus. Le second genre est *Amorphacarus* dont 4 espèces vivent sur des Soricini (*Sorex* spp.) et 3 sur des Blarinini (*Neoymys* et *Episoricalus*).

Les Talpidae hébergent 2 genres et 9 espèces : le genre *Eadiea* avec 6 espèces est représenté chez les 4 sous-familles des Talpidae (voir ci-dessus) ; le genre *Eutalpacarus* avec 3 espèces, chacune endémique sur un genre différent de Scalopininae.

Les Tenrecidae comptent 5 genres et 15 espèces. Les 2 espèces du genre *Afromyobia* vivent l'une sur *Potamogale*, l'autre sur *Micropotamogale* (Potamogalinae). Les 4 autres genres comptent 13 espèces qui sont toutes endémiques sur des Oryzicetinae de Madagascar, chacune étant endémique pour un genre d'hôte. Le genre *Microgalobia* comprend 9 espèces dont 6 vivent sur le genre *Microgale*, 2 sur *Nesogale* et 1 sur *Geogale*. Les 3 autres genres sont monotypiques : *Limnogalobia* vit sur un *Limnogale*, *Oryzicetobia* vit sur un *Oryzicetes* ; le troisième genre *Madamyobia* renferme 2 espèces dont l'une parasite 5 espèces différentes de *Microgale* et l'autre vit sur un *Limnogale*.

Les Macroscelididae comptent un seul genre, *Elephantulobia*, avec 3 espèces parasitant chacune une espèce différente d'*Elephantulus*.

Les 2 genres les plus primitifs de Myobiidae rencontrés chez les Insectivores sont *Nectogalobia*, avec son unique espèce vivant sur *Nectogale sinensis*, et *Protomyobia* avec 8 espèces vivant sur des Soricini et des Blarinini. Toutes ces espèces primitives sont confinées dans la Région Holarctique comme leurs hôtes. Un troisième genre *Eadiea*, plus évolué, se rencontre sur les Talpidae, également holarctiques.

Tous les autres genres sont encore plus évolués que *Eadiea*. Les 6 genres centroafricains ou malgaches parasites des Tenrecidae et des Macroscelididae forment un groupe assez homogène qui est distinctement plus évolué que les genres précédents. Assez paradoxalement, le genre le plus évolué, *Blarinobia*, avec 2 espèces, est endémique sur les Blarinini nord-américains.

CHIROPTÈRES

Les Chiroptères sont parasités par 179 espèces de Myobiidae réparties dans 21 genres, tous endémiques pour ces hôtes. Ce parasitisme est très inégalement réparti entre les 2 grands sous-ordres des Chiroptères.

Les Megachiroptères hébergent 3 genres dont 2 endémiques, *Binuncus* et *Pteropimyobia*, et un troisième *Ugandobia*, qui est représenté aussi chez les Microchiroptères. Le genre *Binuncus*, composé de 9 espèces peu spécialisées, est endémique pour 5 genres de Pteropodinae. Le genre *Pteropimyobia* compte 3 espèces nettement plus spécialisées vivant respectivement sur les genres *Nyctimene* (Nyctiméninae), *Macroglossus* et *Syconycteris* (Macroglossinae). Le genre *Ugandobia* est représenté par 1 espèce vivant sur *Balionycteris* (Megachiroptères) et par 9 espèces vivant sur des Emballonuridae (Microchiroptères). Il est possible que sa présence sur un Megachiroptère soit accidentelle.

Les 13 espèces connues chez les Megachiroptères sont toutes endémiques pour 1 genre d'hôte, excepté pour 1 espèce qui vit sur 2 genres d'hôtes très voisins. Signalons aussi que les 2 espèces qui vivent sur *Cynopterus*, *Megarops* et *Balionycteris* sont plus primitives que celles qui vivent sur *Pteropus*, ce qui confirme l'hypothèse que ce dernier genre serait plus évolué que les précédents.

Les Microchiroptères hébergent 166 espèces de Myobiidae réparties dans 19 genres. Tous ces genres sont endémiques pour le sous-ordre, excepté *Ugandobia* qui est également rencontré chez un Megachiroptère.

La spécificité est très stricte à l'échelle de l'espèce et, dans la grande majorité des cas, chaque espèce ne parasite qu'une genre d'hôte.

Passons rapidement en revue la spécificité dans les familles de Microchiroptères.

Les Emballonuridae de l'Ancien Monde hébergent le genre de *Ugandobia* avec 9 espèces vivant sur *Taphozous*, *Emballonura* et *Coleura*, alors que ceux du Nouveau Monde hébergent *Expletobia* avec

2 espèces endémiques vivant sur *Saccolpteryx* et *Rhynchonycteris*. Toutes ces espèces sont endémiques, chacune pour une espèce d'hôte. Le genre *Ugandobia* est encore représenté par 2 autres espèces dont une vit sur un Megachiroptère, l'autre sur un Hipposideridae, mais ces espèces ont été décrites d'après des spécimens uniques récoltés sur du matériel de musée, ce qui suggère que leur présence sur ces hôtes était probablement accidentelle.

Rhinolophus, l'unique genre représentant les Rhinolophidae, héberge 2 genres endémiques, *Neomyobia* avec 11 espèces et *Rhinomyobia* avec 1 espèce. Il héberge encore un troisième genre, *Calcarmyobia*, dont 1 espèce vit sur *Rhinolophus* et 2 espèces sur *Miniopterus*.

Les Hipposideridae hébergent 4 genres endémiques : le genre *Hipposiderobia* compte 5 espèces vivant sur *Hipposideros*, 1 espèce vivant sur *Clootis*, 1 sur *Aselliscus*, 1 sur *Asellia* et 1 sur *Rhinonycteris*. Le genre *Metabainuncus* comprend 7 espèces endémiques pour le genre *Hipposideros*; ce genre est le moins spécialisé des quatre et il est très proche du genre *Binuncus* qui vit sur des Megachiroptères. Les 2 autres genres monotypiques *Binunculoides* et *Triaenomyobia* vivent respectivement sur *Hipposideros* et sur *Triaenops*.

L'unique genre *Nycteris* connu dans la famille Nycteridae est parasité par 1 genre et 1 espèce endémique, *Nycterimyobia nycteris*. On a aussi décrit sur cet hôte 1 espèce du genre *Ewingana*, mais sa présence était probablement accidentelle. Aucun Myobiidae n'est connu des Megadermatidae.

Les familles Phyllostomatidae, Desmodontidae et Mormoopidae hébergent ensemble 25 espèces du genre endémique *Eudusabekia*. Parmi celles-ci, 23 parasitent chacune 1 genre d'hôte. Les Phyllostomatidae, hôtes de Myobiidae, font partie des Phyllostomatinae, Glossophaginae, Carollinae, Sturnirinae, Phyllostomyinae et Stenoderminae. La présence de ce genre chez ces 3 familles d'hôtes suggère qu'il existe entre elles une étroite parenté, ce que certains auteurs contestent. Un deuxième genre, *Phyllostomyobia* (= ? *Ioanella*), avec 3 espèces n'a été rencontré que chez les 3 genres de Phyllostomatinae (*Mimor*, *Chrotopterus* et *Macrotus*) et chez un genre de Glossophaginae (*Leptonycteris*). La présence de 2 griffes aux pattes II à IV chez ce genre suggère qu'il est plus primitif que *Eudusabekia* qui ne possède plus qu'une seule griffe à ces pattes, cependant chez ce dernier la chaetotaxie est d'un type plus primitif. Nous pensons cependant que le caractère des griffes est plus important, ce qui donnerait une ancienneté plus grande à *Phyllostomyobia*.

La famille Vespertilionidae héberge 3 genres dont 2 très primitifs, *Acanthopthirus* et *Pteracarus*, et un troisième genre plus évolué, *Calcarmyobia*. Le genre *Acanthopthirus* est endémique. Il compte 46 espèces qui vivent sur 17 genres de Vespertilionidae. Toutes ces espèces sont endémiques pour un genre d'hôte, excepté 2 espèces qui parasitent chacune 2 genres différents. Le genre *Pteracarus* compte 19 espèces dont 18 vivent sur 12 genres de Vespertilionidae et 1 vit sur une Thyropteridae. La grande majorité de ces espèces sont endémiques pour un genre d'hôte. Le genre *Calcarmyobia* compte 3 espèces dont 2 vivent sur *Miniopterus* et 1 sur *Rhinolophus*.

Il existe encore 3 familles de Microchiroptères d'affinités incertaines et qui sont plus ou moins intermédiaires entre les Vespertilionidae et les Molossidae. Cette position intermédiaire est confirmée par leurs Myobiidae. La première est la famille des Thyropteridae dont le genre *Thyroptera* héberge 1 espèce du genre *Pteracarus*, et le genre endémique et monotypique *Thyromyobia* qui est proche d'*Acanthopthirus*; ces parasites sont donc très proches de ceux des Vespertilionidae.

La deuxième famille est celle des Furipteridae dont le genre *Amorphochilus* héberge une espèce du genre *Ewingana*; or celui-ci, en dehors de cette espèce compte encore 17 autres espèces parasites de Molossidae. La troisième famille est celle des Mystacinidae dont le genre *Mystacina* héberge le genre monotypique et endémique *Mystacobia*.

La famille des Molossidae héberge 2 genres, l'un *Schizomyobia* avec 1 espèce vivant sur un *Tadarida* africain, l'autre *Ewingana* qui est représenté par 17 espèces vivant chacune sur un genre de Molossidae. Parmi celles-ci, 7 vivent sur des *Tadarida* de l'Ancien Monde, 6 sur ce même genre du Nouveau Monde, 2 sur des *Molossus* néotropicaux et 2 sur *Cheiromeles*. Ce genre comprend encore 2 espèces dont l'une vit sur un *Amorphochilus* (Furipteridae) et l'autre sur un *Nycteris*, mais dans ce dernier cas, il s'agit probablement d'une contamination accidentelle.

Je voudrais maintenant, avant d'étudier les parasites des Rongeurs, faire une remarque sur un point important concernant l'ancienneté des genres qui vivent sur les 2 sous-ordres de Chiroptères.

Les 2 genres les plus primitifs vivant sur les Chiroptères sont *Acanthophtirius* et *Pteracarus*, or ce sont des genres qui vivent sur les Vespertilionidae. Les Myobiidae ne semblent donc pas avoir pris naissance chez les Megachiroptères comme on aurait pu s'y attendre, mais chez les Vespertilionidae. Cette situation semble être propre aux Myobiidae, car chez d'autres groupes d'Acariens comme les Sarcoptidae et les Mesostigmata parasites de Chiroptères, c'est l'inverse et ce sont les Megachiroptères qui hébergent les formes les plus primitives.

L'origine des Myobiidae de Chiroptères est probablement à rechercher chez les Insectivores. De ces derniers, ils seraient passés sur les Chiroptères à une époque où la division du groupe avait déjà commencé.

Une situation apparemment similaire existe pour les genres de Myobiidae parasites des Insectivores. Nous avons vu que tous les genres qui vivent sur des hôtes aussi primitifs que les Tenrecidae et les Macroscelididae sont plus évolués que la plupart des genres qui parasitent les Soricidae et les Talpidae de la Région Holarctique. Je ne m'explique pas cette anomalie.

RONGEURS

Les Rongeurs sont parasités par 89 espèces de Myobiidae. Elles sont rangées dans 6 genres dont 5 sont endémiques pour une famille de Rongeurs, le sixième (*Radfordia*) a été divisé en 11 sous-genres. Parmi ceux-ci, il y en a 3 que je considère actuellement comme des genres. C'est le cas de *Cryptomyobia* qui parasite les Bathyergidae de *Lavoimyobia* qui vit sur les Heteromyidae et d'*Austromyobia* qui vit sur les Gerbillidae, les Dendromyinae et les Dipodidae. Les 8 sous-genres restants vivent sur des Gliridae, Microtidae, Cricetidae et Muridae.

La corrélation entre le degré d'évolution des hôtes et celui des parasites est particulièrement bien marquée chez ce groupe de Myobiidae (Fain, 1976, Fain et Lukosehus, 1977).

Les 2 genres les plus primitifs sont *Proradfordia* dont les 2 espèces vivent sur des Echimyidae (Hystricomorphes néotropicaux) et *Idiurobia* qui vit sur un Anomaluridae du genre *Idiurus*.

Les Bathyergidae sont parasités par le genre monotypique *Cryptomyobia* qui vit sur *Cryptomys*. Ce genre est plus évolué que les 2 genres précédents.

Le genre *Austromyobia* renferme 9 espèces dont 6 vivent sur des Gerbillidae (genres *Gerbillus*, *Tatera*, *Pachyuromys*, *Desmodillus*, *Psammomys*), 2 vivent sur des Dipodidae (genres *Jaculus* et *Allactaga*) et 2 vivent sur des Muridae du genre *Dendromus*. La présence du sous-genre *Austromyobia* chez *Dendromus* montre que ce Rongeur a plus d'affinités avec les Gerbillidae qu'avec les Muridae. Les 13 espèces du genre *Austromyobia* forment un groupe très homogène dont le degré d'évolution se situe entre celui de *Cryptomyobia* et celui des genres *Radfordia* et *Myobia*.

Les Gliridae et les Zapodidae ne sont parasités que par le genre *Radfordia*, sous-genre *Graphiurobia* (4 espèces chez les Gliridae et 1 espèce chez les Zapodidae), ce qui suggère l'existence d'affinités entre ces deux familles. Cette hypothèse est renforcée par la découverte chez ces familles d'un autre genre endémique d'Acariens, le genre *Gliricoptes* (Myooptidae) représenté par 7 espèces chez les Gliridae et 2 espèces chez les Zapodidae (Fain, 1976).

C'est chez les Microtidae, les Cricetidae et les Muridae autres que le genre *Dendromus*, que l'on rencontre les genres ou sous-genres les plus évolués de la famille. Les Microtidae (Ancien et Nouveau Monde) sont parasités exclusivement par le sous-genre *Microtomyobia* (8 espèces). Les Cricetidae du Nouveau Monde (Hesperomyinae) hébergent 7 espèces du sous-genre *Radfordia* et 1 espèce du sous-genre *Microtomyobia*, alors que les Cricetidae de l'Ancien Monde hébergent 2 espèces du sous-genre *Microtomyobia*. Les Murinae hébergent non seulement de nombreuses espèces du sous-genre *Radfordia* mais aussi toutes les espèces (au nombre de 12) du genre *Myobia* qui est le plus évolué de la famille.

Il est probable que les Myobiidae des Rongeurs dérivent des formes plus primitives vivant sur les Chiroptères et particulièrement du genre *Pteracarus*, très répandu chez les Vespertilionidae.

MÉCANISME DE L'ÉVOLUTION RÉGRESSIVE CHEZ LES PARASITES

Tout parasite est formé d'un complexe d'antigènes. Le contact répété de ces antigènes avec les tissus de l'hôte doit finir par provoquer chez celui-ci une réaction immunologique tendant à détruire et à rejeter le parasite.

Pour échapper à cette réaction de rejet, le parasite dispose de plusieurs moyens. Nous savons actuellement qu'il est capable de modifier la structure de ses protéines afin de les rendre moins antigéniques pour l'hôte. Certains parasites comme les Schistosomes peuvent se camoufler en s'entourant de protéines de leur hôte. Le parasite dispose encore d'un troisième moyen pour se dérober aux anticorps de l'hôte, c'est celui qui consiste à diminuer la surface de son corps en réduisant ou en supprimant ses structures externes. Il devient ainsi moins antigénique et en même temps offre moins de prise aux anticorps de l'hôte.

On ignore de quelle façon les réactions immunitaires de l'hôte influencent l'évolution du parasite, mais on peut penser que c'est en augmentant la pression de sélection sur le parasite, l'obligeant à sélectionner toujours la forme la plus régressée.

C'est chez les parasites qui vivent sur les hôtes les plus évolués que la régression est la plus marquée, ce qui s'accorde très bien avec le fait que ce sont aussi ces hôtes qui possèdent les systèmes immunitaires les plus perfectionnés.

Notons aussi que la régression des structures est plus marquée chez les parasites tissulaires plus intimement en contact avec les anticorps de l'hôte que chez ceux qui vivent dans le tube digestif ou les voies respiratoires ou encore sur la peau.

La régression des structures en rapport avec le parasitisme est particulièrement nette chez certaines familles d'Acariens comme les Myobiidae, mais elle existe très probablement aussi dans tous les autres groupes de parasites. Je pense donc qu'elle devrait être recherchée systématiquement, car elle seule peut nous fournir des caractères objectifs et valables dans la recherche de l'ancienneté d'un parasite.

CONCLUSIONS

Les Myobiidae sont des parasites très spécifiques qui peuvent nous fournir d'utiles indications sur le degré de parenté existant entre certains hôtes. Chez ces parasites, la régression des organes externes au cours de l'évolution a été très progressive et ce caractère peut donc être utilisé pour déterminer le degré d'ancienneté de leurs hôtes.

La corrélation entre l'évolution des Myobiidae et celle de leurs hôtes est bien marquée à l'échelle des genres, mais elle est parfois moins nette ou même absente lorsqu'on considère tout un groupe d'hôtes. C'est ainsi que dans l'ordre des Insectivores, les familles Tenrecidae et Macroscelididae hébergent plusieurs genres qui sont tous plus évolués que la plupart des genres vivant sur les Soricidae. Une autre exception concerne les Chiroptères où ce ne sont pas les Megachiroptères qui hébergent les genres les plus évolués mais les Microchiroptères de la famille Vespertilionidae. L'infestation des Megachiroptères a pu se réaliser par le genre *Metabiniuncus*, peu spécialisé et endémique sur les Hipposideridae et qui est morphologiquement très proche du genre *Binuncus* vivant sur les Megachiroptères.

Il faut donc admettre qu'au moins certains groupes d'hôtes primitifs ont reçu leurs Myobiidae d'hôtes plus évolués. Cette remarque est valable aussi pour d'autres familles d'Acariens.

Un autre point que je voudrais souligner est la difficulté qu'il y a parfois de déterminer le degré d'ancienneté de certains genres de Myobiidae. Cette difficulté résulte du fait que les divers organes (pattes I, griffes tarsales II à IV, chaetotaxie) n'ont pas régressé de façon uniforme au cours de l'évo-

Intuit. Un bon exemple est celui du genre *Gundimyobia*, parasite de *Ctenodactylus gundi*, qui présente une chaetotaxie très primitive alors que les griffes II à IV sont fortement régressées. Il est très difficile, dans de tels cas, de se faire une idée globale du degré de régression du parasite.

BIBLIOGRAPHIE

- CORBET, G. B. & HILL, J. E., 1970. — A World List of Mammalian Species. British Museum (Nat. Hist.), pp. 1-226.
- FAIN, A., 1965. — Quelques aspects de l'endoparasitisme par les acariens. *Ann. Parasitol.* 40 (3) : 317-327.
- FAIN, A., 1969. — Adaptation to parasitism in Mites. 2nd International Congress of Acarology in Sutton Bonington (England), 19-25 July 1967. *Acarologia* 3 (X1) : 429-449.
- FAIN, A., 1976a. — Ancienneté et spécificité des acariens parasites. Évolution parallèle. Hôtes-Parasites. *Acarologia* XVII (3) : 369-374.
- FAIN, A., 1976b. — Les Acariens parasites des chauves-souris, biologie, rôle pathogène, spécificité, évolution parallèle parasites-hôtes. *Ann. Spéol.*, 31 : 3-25.
- FAIN, A., 1977. — Observations sur la spécificité des Acariens de la famille Myobiidae. Corrélation entre l'évolution des parasites et de leurs hôtes. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 52 (3) : 339-351.
- FAIN, A., 1978. — Mites of the family Myobiidae (Acarina : Prostigmata) from mammals in the collection of the British Museum (Natural History). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 33 (3) : 193-229.
- FAIN, A., 1979. — Specificity, adaptation and parallel host-parasite evolution in acarines, especially Myobiidae, with a tentative explanation for the regressive evolution caused by the immunological reactions of the host. Proc. 5th Int. Congr. Acar. U.S.A., 1978. Recent Advances in Acarology vol. 11 : 321-328.
- FAIN, A. & LUKOSCHUS, F., 1976. — Observations sur les Myobiidae parasites d'insectivores avec description de taxa nouveaux. *Acta Zoologica Path. Antverp.*, 66 : 121-188.
- FAIN, A. & LUKOSCHUS, F., 1977. — Nouvelles observations sur les Myobiidae parasites de rongeurs (Acarina : Prostigmata). *Acta Zool. Path. Antverp.*, 69 : 11-98.
- FAIN, A. & LUKOSCHUS, F., 1979. — Parasites of Western Australia. VIII. Myobiidae parasitic on marsupials (Acari : Prostigmata). *Rec. West. Aust. Mus.*, 7 (3) : 287-299.
- GUREEV, A. A., 1971. — Semleroiiki Fauny Mira. *Izd. Nauk. Leningrad*, 253 pp.
- LAUVAT, R., 1973. — Histoire des Mammifères, n° 28, pp. 1-190. Édition du Seuil, Paris.

DISCUSSION

- MAS-COMA. — Vous avez abordé une question intéressante en Mammalogie, en ce qui concerne les Soricidae. Il y a aujourd'hui des spécialistes qui admettent 2 sous-familles (Soricinae et Crocidurinae) et d'autres qui ne les acceptent pas. Nos études sur les Cestodes de Soricidae nous ont montré que, dans ce groupe de parasites très spécifiques, on trouve des différences claires et significatives entre les Soricinae et les Crocidurinae. J'ai vu dans votre communication qu'il y a 2 genres de Myobiidae (*Protomyobia* et *Amorphacarus*) qui manquent chez les Crocidurinae. Croyez-vous que ces absences sont significatives pour admettre la séparation entre Soricinae et Crocidurinae ?
- FAIN. — Oui, je le pense. J'ajoute qu'un nouveau sous-genre a été découvert chez les Crocidurinae.
- COMBES. — A côté des idées classiques sur la manière dont les parasites s'accommodent des mécanismes immunitaires de leurs hôtes (communautés antigéniques, adsorption d'antigènes d'hôtes, lectures d'ARN d'hôtes, variants antigéniques, immuno-suppression), le Dr. Fain nous propose une nouvelle hypothèse : celle-ci implique une immuno-sélection allant dans le sens d'une simplification de la forme des para-

sites, c'est-à-dire d'une réduction de sa surface de contact avec l'hôte : peut-on concilier cette idée avec le fait que le contact avec le système lymphocytaire est très limité dans le cas des ectoparasites ?

FAIN. — Certains acariens endoparasites sont très en contact avec l'hôte, par exemple ceux des fosses nasales. Sur la peau, les ectoparasites sont en contact avec l'hôte par les sécrétions de celui-ci.

On observe chez certains ectoparasites une perte des poils d'autant plus marquée que leur contact avec la peau est important.

Les Acariens purement plumicoles sont moins sujets à la régression.

Cette réduction de surface s'observe certainement chez d'autres endoparasites.

CHARAUD. — Oui. Un des plus beaux exemples est celui des femelles de Nématodes Tétramères qui vivent dans une glande du proventricule des Oiseaux. Le corps de la femelle forme une spire, puis les bords de la spire se soudent, et l'ensemble finit par constituer une sphère.

EUZET. — Peut-on établir une évolution basée sur les organes d'attachement quand on ne connaît pas le substrat ?

Les poils des différents hôtes sont-ils connus ?

FAIN. — En règle générale, la phylogénie ne doit pas porter sur un organe de spécialisation, comme le sont les organes d'attachement, mais cela est possible chez les Myoniidae parce qu'ils sont très anciens.

AELLEN. — En réponse à la question de M. Euzet, je signale que les poils des différents ordres de Mammifères porteurs de Myoniidae sont très différents et se reconnaissent facilement. Ceux des Chiroptères, en particulier, sont très spécialisés.

N'y a-t-il pas de Myoniidae chez les Tupaiidés ?

FAIN. — Non.

AELLEN. — C'est dommage, parce que l'on connaît maintenant 2 genres de Nématodes parasites à la fois des Chiroptères et des Tupaiidae ; cela est très important, car c'est un indice de parenté, alors que l'on ne sait encore rien, en paléontologie, de l'origine réelle des Chiroptères.

Ce que nous dit M. Fain à propos de Myoniidés parasites de Mégachiroptères, déjà assez évolués, correspond à la tendance actuelle : l'ordre des Chiroptères serait d'origine monophylétique, et les Mégachiroptères ne seraient pas les plus primitifs.

HOFFSTETTER. — La concordance entre les radiations des Myoniidae et celle de leurs hôtes est remarquable.

Parmi les Marsupiaux américains, se placent, à part des Didelphidae, les Caenolestidae attaqués par une sous-famille particulière, les Xenomyobiinae, et le Microbiotheriinae *Dromiciops*, attaqué par un sous-genre spécial *Dromicimyobia* du genre *Archemyobia*, parasite de Didelphidae.

Cela cadre parfaitement avec la classification courante.

Il faut noter cependant que des travaux récents remettent en question les rangs respectifs de ces taxons ; la séparation Didelphidae — Microbiotheriidae pourrait remonter à l'Éocène inférieur (Marshall et coll.), d'où élévation de ces derniers au rang familial. Par ailleurs, Pascual et Herrera (Congrès Tucuman 1944) envisagent une séparation tardive (après celle des Polydolopidae) entre Didelphidae et Caenolestidae, ce qui s'oppose à leur attribution à 2 ordres ou sous-ordres distincts. L'étude des parasites peut apporter des arguments dans de telles discussions.

Les Myoniidae des Marsupiaux australiens, un peu plus évolués que ceux des Didelphidae sud-américains, ne s'opposent pas à une dérivation Didelphidae — Dasyuridae, généralement adoptée. Ces derniers auraient atteint, par parallélisme, un stade évolutif comparable à celui des Insectivores laurasiatiques.

Y a-t-il une dérivation possible des Myoniinae de Marsupiaux sud-américains à partir de ceux des Marsupiaux australiens ?

FAIN. — Oui, à partir de formes plus anciennes que les actuelles.

HOFFSTETTER. — Est-ce que la biochimie a été utilisée pour recouper la phylogénie ?

FAIN. — Non.

VAUCHER. — Les Myoniinae parasites de *Neomys* présentent-ils, comme c'est le cas pour les Cestodes, des particularités ?

FAIN. — Pas spécialement.